Aus dem Physiologischen Institut der Universität Heidelberg
(Prof. Dr. J. D. Achelis)

Stoffwechselrhythmen und Gesamtumsatz in Abhängigkeit von der Nahrungsmenge bei Mäusen

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
einer Hohen Medizinischen Fakultät
der
Ruprecht-Karls-Universität zu Heidelberg

vorgelegt von

Richard Herbold,
Zahnarzt
aus Bruchsal.

...ine Medical Library

1939.

Dissertationsverlag Karl J. Triltsch, Würzburg.

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät der Universität Heidelberg.

Referent: Prof. Dr. Achelis
Dekan: Prof. Dr. Runge

Meinen lieben Eltern

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA40153319_0089

Stoffwechselrhythmen und Gesamtumsatz in Abhängigkeit von der Nahrungsmenge bei Mäusen.

Im Rahmen größerer Untersuchungen über den Einfluß von Nahrungsqualität und Quantität auf die spontane Aktivität und den Stoffwechsel von Kleintieren, die zur Zeit im Physiologischen Institut laufen, hatten wir die Aufgabe, den Einfluß quantitativer Nahrungsänderungen auf den Gesamttagesumsatz wie auf den Verlauf etwaiger rhythmischer Stoffwechselvorgänge zu untersuchen. Aus großen Versuchsreihen haben wir bereits genaue Kenntnisse von der Rhytmizität der spontanen Beweglichkeit wie von den Einflüssen der Nahrung auf diese Bewegungsrhytmen. Das Verhalten der spontanen Beweglichkeit bei Unterernährung mit einer qualitativ vollwertigen aber quantitativ unzureichenden Ernährung wurde in den Dissertationen von Schüring und Westphal (1) und Dietrich und Geuder (2) bereits beschrieben. Dort wurde auch der Einfluß von Änderungen der Nahrungsmenge auf den Gesamttagesumsatz untersucht. Es zeigte sich, daß die Verminderung der Futtermenge, die sonst die Tiere bei beliebig zur Verfügung stehender Nahrungsmenge fraßen, um 30—40% einen erheblichen Einfluß auf die spontane Beweglichkeit der Tiere hat. Während die Mäuse bei normaler Ernährung mit der bei uns verwendeten Standarddiät (1) mehrere über den Tag verteilte kleinere Beweglichkeitsperioden und eine große Beweglichkeitsperiode in den Abendstunden zeigen, die an aufeinanderfolgenden Tagen über längere Zeiten regelmäßig wiederkehren, ändern sich bei Unterernährung Art und Dauer dieser Beweglichkeitsperioden deutlich. Einmal fallen die kleinen Putz- und Spielbewegungen, die beim vollernährten Tier über den ganzen Tag verteilt sind, fort, das heißt die Ruheperioden der Tiere werden vertieft, zweitens ändert sich auch der Charakter der großen Bewegungsperiode. Die Bewegungsschreibung zeigt bei Unterernährung geschlossenere und lebhaftere Hauptperioden. Bei normaler Ernährung liegt diese Hauptperiode wie erwähnt um die Zeit der Dämmerung, bei Unterernährung rückt sie an die Fütterungszeit heran, nach längerer Unterernährung tritt eine zweite starke Beweglichkeitsperiode einige Stunden vor der Fütterungszeit auf. Über die energetische Bedeutung dieser Beweglichkeitsänderungen geben die Untersuchungen von Schüring, Westphal, Dietrich und Geuder bereits Auskunft (1, 2). Der Gesamttagesumsatz

der Tiere sinkt sofort mit Einschränkung der Nahrung ab. Auch bei längerer Unterernährung, wenn sich die charakteristische Unterernährungsmotorik herausgestellt hat, die mit ihren geschlossenen Bewegungsbändern einen viel lebhafteren Eindruck macht, liegt der Gesamttagesumsatz unter den Werten der normalen Umsätze. Ob diese Herabsetzung des Umsatzes auf eine Herabsetzung der starken Beweglichkeit oder aber auf eine Vertiefung der Ruheperioden zurückzuführen ist, läßt sich aus der Messung des Gesamtumsatzes ebensowenig sagen, wie es sich eindeutig aus den reinen Aktogrammen erschließen läßt. Eine Messung des Gesamtumsatzes über kürzere Zeiten sollte uns über diese Fragen Auskunft geben. Wir haben uns deshalb eine kleine Apparatur gebaut, die uns sowohl die Messung des Gesamttagesumsatzes wie auch die Bestimmung des Umsatzes über halbe Stunden exakt ermöglichte. Es zeigte sich dann auch, daß die Messung der Stoffwechselschwankungen im Verlaufe des Tages gemessenen in halbstündigem Abstand ein noch genaueres Bild über das rhytmische Verhalten der Aktivität wie seine Abhängigkeit von der Ernährung gibt, als die einfache Bewegungsschreibung. Bei gleichzeitiger Bewegungsregistrierung ist der Vergleich mit den Beobachtungen bei einfacher Bewegungsregistrierung gesichert. Die Messung des Gesamtumsatzes interessierte uns auch noch wegen des Vergleichs der quantitativen Änderungen der Nahrungsmenge und des Gesamtumsatzes. Bei Unterernährung stellt sich ja relativ schnell ein neues Gleichgewicht zwischen der eingeschränkten Nahrungsmenge, dem Gesamttagesumsatz und dem Gewicht ein. Die Tiere können bei einer Senkung der Futtermenge unseres Standardfutters um 40% unter die normale Freßmenge bei einem etwas niedrigeren aber konstanten Gewicht, bei einem niedrigeren Gesamtumsatz und veränderter Beweglichkeit gut existieren. Liegt etwa neben der Senkung des Umsatzes und der Beweglichkeit und des Gesamtumsatzes noch irgendein Mechanismus vor, der den Tieren bei dieser erheblichen Nahrungseinschränkung die Erhaltung der Beweglichkeit und des Gewichts auf einer bestimmten Höhe ermöglicht? Von Dietrich und Geuder ist beobachtet worden, daß häufig eine Differenz zwischen der prozentualen Nahrungssenkung und der Senkung des Gesamttagesumsatzes besteht. Die Nahrungseinschränkung liegt prozentual bis zum doppelten Wert tiefer als die Umsatzeinschränkung. Diese Differenz wird nicht etwa aus der Substanz gedeckt, sie bleibt vielmehr auch bei Gewichtskonstanz weiter bestehen. Diese Angabe (2) deckt sich mit unseren Beobachtungen. Dietrich und Geuder führen die Differenz auf evtl. Fehler bei der Rückwaage der Nahrung also bei der Bestimmung der tatsächlichen Freßmenge bei normaler Nahrungsmenge zurück. Bei unserer Versuchsanordnung fällt dieser Fehler fort, weil wir etwaige Futterabfälle in unserem Stoffwechselkäfig auffingen und weil außerdem unser Futter, das wir zu Pillen fest preßten, sehr viel weniger

krümelt als der von den Autoren verwendete Kuchen. Auch für die Frage der Bewegungseinschränkung bezw. des Aktivitätsverlusts ist diese sich hier ergebende Frage einer im Hunger etwa möglichen besseren Ausnutzung von großer Wichtigkeit. Wir haben deshalb in unserer Arbeit neben der Beobachtung der Stoffwechselperiodizität auch auf die Messung des Gesamtumsatzes noch einmal besonderen Wert gelegt.

Methode.

Für unsere Untersuchungen haben wir uns eine kleine Apparatur gebaut, die uns neben der Messung des Sauerstoffverbrauchs vor allem eine recht saubere Registrierung der Tierbewegungen gewährleistet. Die Messung des Sauerstoffverbrauchs geschieht nach dem Benediktschen Prinzip. Das Tier befindet sich in einem Drahtkäfig, der in einem geschlossenen Glasgefäß beweglich aufgehängt ist. Eine kleine Rotationspumpe befördert mit einer Geschwindigkeit von etwa 60 l/std. die Luft aus dem Tierkäfig über ein Adsorptionsgefäß für CO_2 mit 40% KOH wieder in den Tierkäfig zurück. Die Luftmenge im Gesamtsystem beträgt 5 l. Der verbrauchte Sauerstoff wird aus einem Gasometer ersetzt, und damit quantitativ auf einer Rußtrommel fortlaufend registriert. Die Größenverhältnisse des Spirometers waren so gehalten, daß über Zeitabschnitte von einer halben Stundme saubere Ablesungen noch möglich waren. Den Auftrieb, den die Gasometerglocke beim tieferen Eintauchen bekommt, haben wir beim Aichen berücksichtigt. Tierkäfig und Gasometer befanden sich im Thermostaten bei einer Temperatur von 28° C, die Rotationspumpe und die Absorptionsflasche aus räumlichen Gründen bei einer auf 1½° C konstanten Zimmertemperatur von etwa 20° C.

Ein zweites abgeschlossenes Gasometer war in den Thermostaten mit eingebaut und registrierte etwaige Temperatur- oder Barometerschwankungen im Raum. Eine nicht unwesentliche Fehlerquelle bei diesen Anordnungen bildet die Verdunstung des Gasometerwassers. Im Laufe eines Tages kann dadurch ein Mehrverbrauch bis zu 90 cm^3 vorgetäuscht werden. Kontrolle des Wasserstandes vor und nach dem Versuch ist deshalb notwendig. Die Bewegungsregistrierung geschah nach dem bei uns im Institut bei den Untersuchungen über die Spontanbeweglichkeit angewandten Prinzip. Der Tierkäfig hängt an einer Spiralfeder, die mittels eines Schreibhebels die Tierbewegungen recht empfindlich registriert. Wenn auch die Bewegungskurven keinen absoluten quantitativ richtigen Maßstab für den Grad der Bewegungen liefern, so kann man doch sehr gut starke und schwache Beweglichkeitsperioden und Ruheperioden unterscheiden, da selbst kleine Putzbewegungen der Tiere mit kleinen Schreibhebelausschlägen registriert werden. Die Durchführung der Bewegungsregistrierung durch den Deckel unseres Glasge-

fäßes ist in der Weise vorgenommen werden, daß zwischen zwei konzentrischen Zylindern, die auf dem Deckel luftdicht befestigt sind, ein dritter oben luftdicht verschlossener Zylinder in Glycerin eintaucht. Dieser mittlere Zylinder hat in der Mitte eine Achse, die oben an der Spiralfeder befestigt ist und an der unten der Drahtkäfig mit dem Tier aufgehängt ist. Das Glycerin schließt das Glasgefäß luftdicht ab und gewährleistet trotzdem eine gute Beweglichkeit des Tauchzylinders, an dem der Drahtkäfig hängt.

Als Futter benutzten wir eine Standarddiät, in der bei Schüring und Westphal bereits angegebenen Zusammensetzung (1).

Die kalorische Gleichmäßigkeit der zugeführten Standarddiät suchten wir zu erreichen, indem wir die frisch gebackenen Kuchen zu Pulver zerrieben, gut mischten und daraus Pillen preßten, die im verschlossenen Gefäß aufbewahrt wurden.

Versuchsergebnisse.

In insgesamt 160 Einzelversuchen beobachteten wir bei 7 Versuchstieren 6 Fälle von Unterernährung mit 2,5 g Standardfutter pro Tag nach einer Vorperiode, in der ad libitum Standardfutter zur Verfügung stand. Die Freßmenge der Tiere in dieser Vorperiode wurde durch genaue Rückwaage des Futterrests bestimmt. Die Freßmenge liegt dabei etwa zwischen 4—5 g pro Tag. Eine plötzliche Unterernährung mit 2,5 g pro Tag bedeutet also eine Senkung der Nahrungs-Kalorien um 35—50%. In allen Fällen wurde die Unterernährung erst dann vorgenommen, wenn sich Gewicht und Gesamtumsatz der Tiere auf einem neuen Gleichgewicht mit konstanten Werten eingestellt hatten. Die Unterernährung wurde ebenfalls solange fortgesetzt, bis sich das Gewicht wie der Gesamttagesumsatz auf einem neuen Gleichgewicht mit konstanten Werten eingestellt hatten. In einem Falle setzten wir die Nahrungsmenge nach einer konstanten Unterernährungsperiode mit 2,5 g Standardfutter pro Tag auf 2 g täglich herab. In 4 weiteren Fällen fütterten wir dann nach konstanten Unterernährungsperioden mit 2,5 g Standardfutter pro Tag die Tiere wieder auf mit einer tägl. Futtermenge von 4 g.

Bei Unterernährung zeigt der Gesamtumsatz wie das Gewicht der Tiere ein Verhalten, wie es aus anderen Versuchen, die in unserem Institut mit einer anderen Apparatur durchgeführt wurden, bereits bekannt ist (1, 2). Sofort mit der Einschränkung der Nahrungsmenge sinkt der Gesamtsauerstoffverbrauch ab. Das Gewicht sinkt ebenfalls über mehrere Tage ab. Nach einigen Tagen stellt sich ein neues Gleichgewicht ein. Die Schnelligkeit, mit der Gewicht und Umsatz absinken, ist bei den einzelnen Tieren verschieden. Bei 4 Tieren stellt sich der Tages-O_2-verbrauch nach 2—3 Tagen auf einen neuen konstanten Wert

ein, während das Gewicht noch weiter absinkt, bis es nach längstens 7 Tagen ebenfalls einen gleichbleibenden Wert erreicht. In einem Fall stellen sich Gewicht und Gesamttagesumsatz nach 3 Tagen auf einer neuen Konstanz ein und in einem weiteren Fall überdauert die Umsatzsenkung die Gewichtssenkung. Außerordentlich interessant ist der Vergleich von der prozentualen Senkung der Nahrungsmenge und der prozentualen Senkung des Gesamtumsatzes. Wir stellen deshalb in der Tabelle die prozentualen Verhältnisse nebeneinander. Die Werte sind Mittelwerte aus konstanten Perioden.

Tabelle 1.

Senkung der Nahrungsmenge	Senkung des Gesamtumsatzes	Senkung des Gewichts
36%	23%	5%
37%	6%	4%
40%	7%	8%
37%	15%	7%
50%	22%	18%

Die Werte der letzten Reihe sind die Endwerte aus einem Versuch, in dem zunächst die Nahrungsmenge von 4 g auf 2,5 g täglich und dann noch einmal auf 2 g pro Tag gesenkt worden war.

Bei Auffütterung nach Unterernährungsperioden zeigt sich ein entsprechendes Verhalten. Der Gesamtumsatz steigt sofort mit der Futterzulage an, desgleichen das Gewicht. Der Gewichtsanstieg überdauert in allen untersuchten Fällen den Anstieg des O_2verbrauchs um mehrere Tage. Das Gewicht steigt auffälligerweise über den Ausgangswert vor der Unterernährungsperiode, der neue Gesamtumsatz liegt in der gleichen Höhe oder doch nur um ein geringes höher als vor der Unterernährung.

In Tabelle 2 stelle ich die prozentualen Verhältnisse von Nahrungsmenge, Gesamtumsatz und Gewicht dar. Die Werte stammen aus Perioden, in denen bereits wieder Konstanz eingetreten war.

Tabelle 2.

Steigg. der Nahrungsmenge	Steigg. des Gesamtumsatzes	Steigg. des Gewichts
37%	24%	10%
40%	8%	22%
18%	10%	22,5%

Das Verhalten der Beweglichkeit der Tiere deckt sich mit den zahlreichen Beobachtungen, die in unserem Institut bereits gemacht wurden (2). Während bei Unterernährung in den ersten Tagen die Veränderungen der Beweglichkeit nicht sehr auffällig sind, stellt sich schließlich ein Bewegungstyp heraus, der gekennzeichnet ist durch starke geschlossene Beweglichkeitsperioden nach der Nahrungsaufnahme und in späteren Stadien auch am Schluß des Versuchs. Dazwischen liegen ausgesprochene Ruheperioden, in denen die kleine Beweglichkeit, wie wir sie bei Vollernährung sehr ausgeprägt finden und die wohl im wesentlichen aus spielerischen Putzbewegungen besteht, vollkommen fehlt. Auffütterung zeigt genau das umgekehrte Bild.

Die Beobachtung der Stoffwechselschwankungen, gemessen in halben Stunden über den ganzen Tag hin, bestätigt diese Beobachtungen. Bei Vollernährung zeigt die sehr empfindliche Stoffwechselmessung, daß an aufeinanderfolgenden Tagen sehr ähnliche periodische Schwankungen über den Tag verteilt zu finden sind. Es liegt ein fester Rhytmus vor, der einmal eine große Stoffwechselsteigerung über Stunden zeigt, die bei Vollernährung zeitlich mit der beginnenden Nacht zusammenfällt (etwa von 20 Uhr—1 Uhr morgens), der aber außerdem noch regelmäßige kleine Stoffwechselschwankungen zeigt, die ebenfalls mit großer Regelmäßigkeit wiederkehren (Abb. 1).

Bei Unterernährung ändert sich die Stoffwechselperiodik zunächst nur geringfügig. In den ersten Tagen sinkt zunächst nur der Umsatz in den Ruheperioden. Die Lage der Hauptperiode wie ihre Höhe bleibt unverändert. Bei längerer Unterernährung rückt die große Hauptperiode zeitlich vor, das heißt dichter an den Zeitpunkt der Fütterung heran. Die Periodik in der 2. Hälfte des Tages verläuft dann auf einem niedrigeren Niveau. Die Periodik bleibt aber auch bei längerer Unterernährung durchaus erhalten. Die Amplitude der Stoffwechselschwankungen wird deutlich größer, im wesentlichen durch Absinken der Ruheperioden. Stärkere Unterernährung von 2,5 g täglich — also einem bereits reduzierten Ernährungszustand — auf 2 g täglich bestätigt diese Beobachtung noch einmal. Die große Hauptperiode, die auch im Beweglichkeitsbild der Hauptperiode entspricht, rückt dicht an den Zeitpunkt der Fütterung heran (Abb. 2). Der Umsatz sinkt jetzt schon vom 2. Viertel des Tages an auf ein niederes Niveau. Die kleine Periodik — besonders in der 2. Tageshälfte — wird sparsamer.

Bei Auffütterung finden wir für die Stoffwechselperiodik genau das entsprechende Bild. Die Hauptperiode rückt wieder mehr in die Mitte des Tages. Sie beginnt wieder wie bei Vollernährung mit einsetzender Nacht. Das gesamte Niveau in der 2. Tageshälfte steigt an, sowohl der Ruheumsatz als auch die kleinen periodischen Gipfelwerte. Der Rhytmus an sich bleibt erhalten. Die Amplituden der Schwankungen werden wieder etwas kleiner. Im Ganzen haben wir also genau das umgekehrte

Bild wie bei Unterernährung mit völliger Wiederherstellung der alten Verhältnisse, sowohl für die Stoffwechselperiodizität als auch für die Beweglichkeit.

Besprechung der Ergebnisse.

Bei Einschränkung der Nahrungsmenge ändert sich die Beweglichkeit der Tiere wie der Gesamtumsatz in charakteristischer Weise. In zahlreichen Beobachtungen mit und ohne gleichzeitiger Messung des Gesamtumsatzes sind die Ergebnisse gesichert. Schüring und Westphal (1) und Dietrich und Geuder (2) haben in ihren Dissertationen einen Teil dieser Beobachtungen bereits beschrieben. Die Beweglichkeitsänderung, die zunächst als Zusammendrängung der Beweglichkeit auf wenige Hauptperioden imponiert bei gleichzeitiger Vertiefung der Ruheperioden bei Unterernährung wird bei Hinzuziehung der Gesamtumsatzwerte als Herabsetzung der Gesamtbeweglichkeit am Tage beschrieben, da ja der Gesamttagesumsatz um einen nicht unbedeutenden Prozentsatz absinkt. Bei Dietrich und Geuder (2) wird außerdem auf die Differenz zwischen der Senkung der zugeführten Kalorien und der Umsatzsenkung hingewiesen. Es wird zunächst vermutet, daß diese Differenz zurückzuführen sei auf einen Fehler bei Bestimmung der tatsächlichen Freßmenge, der eine Differenz zwischen Nahrungs- und Umsatzsenkung nur vortäusche. Eine Reihe von Versuchen, die von ihnen daraufhin angestellt werden, in denen die Nahrungsmenge stufenweise gesenkt wird und bei denen erst bei Senkung der Nahrungsmenge auf 3 g überhaupt ein Einfluß auf die Beweglichkeit wie den Stoffwechsel gefunden wird, werden im gleichen Sinne gedeutet. Es werden von ihnen dann noch Erwägungen angestellt, ob vielleicht doch hinter dieser Differenz ein sehr wichtiger Mechanismus einer besseren Ausnützung zu finden sei. Bei unseren Versuchen war nun die Fehlerquelle bei Bestimmung der Freßmenge auf Grund dieser Erfahrungen ausgeschaltet worden, so daß wir also bei den in den Tabellen angegebenen Werten tatsächlich gefressene Futtermengen haben. Es bleibt dabei die auffällige Differenz zwischen der Senkung der zugeführten Energien und der Senkung der umgesetzten Energien. Diese Differenz wird in den ersten Tagen der Unterernährung wohl sicher zum Teil aus der Körpersubstanz des Tieres gedeckt. Wenn sich dann aber schließlich das Gewicht doch auf einen gleichbleibenden Wert einstellt, bleibt trotzdem die deutliche Differenz zwischen Umsatz- und Nahrungssenkung bestehen (Tab. 1). Es liegt nun zunächst die Vermutung nahe, daß die prozentual geringere Umsatzsenkung ihren Grund darin hat, daß bei dem kalorisch sehr hochwertigen Standardfutter eine erhebliche Luxuskonsumption aus rein mechanischen Gründen vorliegt (Magenfüllung oder ähnl.). Die Versuche von Dietrich und Geuder mit stufenweiser Unterernährung würden in dieser Richtung weisen. Tat-

sächlich liegt aber selbst dann, wenn wir diese experimentellen Werte, nach denen eine Nahrungssenkung auf 3—3,5 g täglich ohne jeden Einfluß auf den Gesamtumsatz ist, als tatsächlich verwertete Freßmenge als Ausgangswert zugrundelegen, immer noch eine Differenz zwischen Nahrungs- und Umsatzsenkung vor. Es liegt also, wie der Vergleich der prozentualen Werte der Tabelle zeigt, bei Unterernährung eine bessere Ausnutzung der Nahrung vor. Der zeitliche Verlauf der Stoffwechsel- und Gewichtssenkung zeigt, daß sich die neuen Gleichgewichtslagen nicht schlagartig sondern erst nach mehreren Tagen einstellen. Die Gewichtssenkung überdauert dabei im allgemeinen die Senkung des Gesamtumsatzes. Das heißt, der Stoffwechsel stellt sich schneller auf einem etwas niedrigeren Niveau ein, das zunächst auf Kosten der Körpersubstanz aufrechterhalten wird. Schließlich kommt der Körper aber in die Lage, aus der zugeführten Nahrung allein diesen Umsatz zu decken, das Gewicht kann dann auch erhalten bleiben und wird konstant. Es stellt sich also der Mechanismus, den wir zunächst als bessere Ausnützung beschreiben, erst langsam ein. Umgekehrt finden wir bei Auffüttern eine sehr auffällige Steigerung des Gewichts über den Ausgangswert, Steigerung bis zu 17% finden wir in unseren Versuchen. Diese Tatsache ist in unserem Institut aus sehr zahlreichen anderen Versuchen bekannt und hinreichend gesichert. Die Gewichtssteigerung ist aber nicht etwa bedingt durch eine beträchtliche Steigerung der Freßmenge gegenüber der Vollernährung, diese liegt vielmehr nach der Unterernährung nicht höher als bei der vorausgegangenen Freßmenge. Auch diese Mast nach vorausgegangener Unterernährung bei gleicher Nahrungszufuhr wie vor der Unterernährung spricht dafür, daß sich vielleicht eine intensivere Ausnützung der zugeführten Nahrung ausgebildet hat. Zur Klärung der Bedeutung dieser besseren Ausnutzung bezw. ihrer Ursachen sind zur Zeit im physiol. Institut Untersuchungen im Gange. Zunächst liegt der Gedanke nahe, daß die bessere Ausnutzung einfach durch eine größere Verweildauer der Speisen im Darm bedingt sei. Bei kleinerem Futtervolumen ist ja die Darmfüllung geringer, also müßte von vornherein die Peristaltik geringer und damit die Verweildauer größer sein. Es könnte also die Luxuskonsumption bei Vollernährung ihren Grund darin haben, daß das Tier zur Verbesserung seiner Peristaltik frißt, bezw. daß die Freßmenge nicht bedingt ist durch den kalorischen Bedarf sondern durch den Füllungsgrad des Magens.

Dieser Gedanke liegt bei unserer kalorienreichen Kost natürlich besonders nahe. Die Klärung dieser Frage kann Fütterung mit einer zellulosereicheren, kalorisch ärmeren Kost bringen. Weiter wäre allerdings auch an eine Intensivierung der Verdauung durch Steigerung der Darmdrüsentätigkeit zu denken. Ebenso wäre wohl auch eine Besserung der Ausnützung durch Vorgänge im intermediären Stoffwechsel mög-

lich. Zur Klärung dieser Fragen laufen zur Zeit weitere Untersuchungen. Auf jeden Fall läßt sich aber schon aus unseren Versuchen unter Heranziehung auch der Ergebnisse von Dietrich und Geuder, die ja ebenfalls eine Besserung der Ausnutzung finden, sagen, daß bei Unterernährung neben der Senkung des Gesamtumsatzes ein sehr wichtiger Anpassungsmechanismus der Tiere in der Besserung der Ausnutzung der zugeführten Nahrung zu suchen ist. Die Senkung des Gesamtumsatzes ermöglicht zunächst eine relative Sicherung des Gewichts, das ja nur geringfügig absinkt, während die Besserung der Ausnützung vor allem aber auch die Erhaltung der Aktivität mit ermöglicht. So zeigt ja auch die Registrierung der Aktivität wie die Aufzeichnung der Stoffwechselschwankungen im Verlauf eines Tages, daß die Beweglichkeit weitgehend erhalten bleibt. Es tritt nach längerer Unterernährung zwar eine Einsparung der kleinen Putz- und Spielbewegungen — also der Luxusbewegungen — ein, die sich im Stoffwechsel in der Vertiefung der Ruhewerte und Vergrößerung der Amplitude der Stoffwechselschwankungen zeigt, die große Beweglichkeit bleibt aber durchaus erhalten, wenn auch die Dauer der Hauptperioden vielleicht etwas abnimmt (Tab. 1, 2). Anders verhält sich die Lage dieser Hauptperiode. Bei längerer Unterernährung rückt sie dicht an die Nahrungsaufnahme heran. Wir bekommen von einem bestimmten Ernährungszustand an also eine direkte Wirkung der Nahrung auf die Beweglichkeit der Tiere. Ob wir bei Vollernährung die Abhängigkeit der Hauptbewegungsperiode von der Nahrung in der gleichen Weise finden, wird zur Zeit im physiol. Institut untersucht, indem Freßmenge und Freßzeiten bei gleichzeitiger Bewegungsregistrierung bestimmt werden. Auffällig ist bei Vergleich der Umsatzkurven bei Vollernährung und bei längerer Unterernährung auch die Tatsache, daß in größerem Abstand von der Fütterung die Stoffwechsellage absinkt und schließlich dort auch die Amplitude der kleinen Perioden (die wohl einer mittleren Beweglichkeit entsprechen) absinkt. Auch dieser Befund zeigt die eben beschriebene Wirkung der Nahrung auf die Motorik. Es handelt sich bei den Beobachtungen aber nicht etwa um eine Senkung des Umsatzes, der einfach aus der spezifisch dynamischen Wirkung der Nahrung erklärt werden könnte, es liegt vielmehr, wie auch die Bewegungsregistrierung zeigt, eine direkte Wirkung auf die Beweglichkeit der Tiere vor, die über eine einfache Veränderung der Stoffwechsellage durch die spez. dyn. Wirkung der Nahrungsstoffe hinausgeht. Bei Auffütterung finden wir für den Rhythmus der Stoffwechselvorgänge das gleiche Bild, wie wir es bei Vollernährung sahen.

Es liegt ein fester Rhythmus in den Stoffwechselschwankungen im Verlaufe eines Tages vor. Wir finden wieder kleine periodische Schwankungen, die mit großer Regelmäßigkeit an aufeinanderfolgenden Tagen wiederkehrei und einen darübergelagerten großen Rhythmus, der eine

längere und erhebliche Stoffwechselsteigerung um die Zeit der beginnenden Nacht zeigt, die sich mit der Bewegungsregistrierung deckt. Die Verschiebung dieser Hauptperiode an die Fütterungszeit heran ist also sicher nahrungsbedingt und geht über die Einflüsse, die etwa von Helligkeit oder Tageszeit ausgeübt werden können, hinaus.

Zusammenfassung.

Bei Unterernährung mit einer Standarddiät nach einer vorausgegangenen Vollernährungsperiode finden wir bei Mäusen neben einer Senkung des Gesamtumsatzes und des Gewichts eine auffällige Differenz zwischen der Umsatzsenkung und der Nahrungssenkung. Es zeigt sich daß sich im Laufe einer Unterernährungsperiode wahrscheinlich eine bessere Ausnützung herausstellt. Weiter konnten wir bei Unterernährung eine direkte Einwirkung der Nahrung auf die Stoffwechselperiodik der Tiere finden. Dieser Effekt der Nahrung auf die Aktivität zeigt sich sowohl an der großen Hauptaktivitätsperiode wie an den kleinen rhythmischen Stoffwechselschwankungen.

Auffütterung nach längeren Unterernährungsperioden bestätigt umgekehrt die Beobachtungen bei Unterernährung.

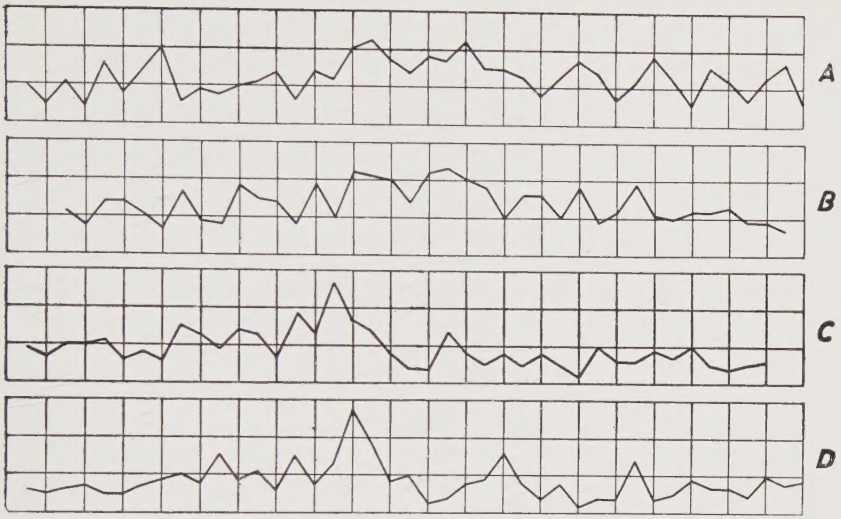

Abb. 1. Stoffwechselschwankungen im Laufe eines Tages, gemessen in halbstündigem Abstand.

Ordinate: ccm O_2verbrauch pro ½ Std.
Abscisse: Abstand der Senkrechten 60 Min.
A—B und C—D zeigen die Stoffwechselschwankungen an jeweils 2 aufeinanderfolgenden Tagen.

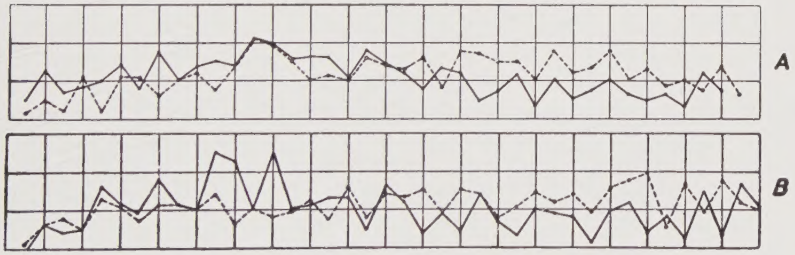

Abb. 2. Stoffwechselschwankungen im Laufe eines Tages, gemessen in halbstündigem Abstand bei Vollernährung und Unterernährung.

..... Stoffwechselschwankungen bei Vollernährung mit Standardfutter.
———— Stoffwechselschwankungen bei Unterernährung mit 2,5 g Standardfutter pro Tag.

A nach kürzerer, B nach längerer Unterernährung.
Abscisse: O_2verbrauch pro ½ Std. in ccm.
Ordinate: Zeit.

Literaturverzeichnis.

1. Westphal u. Schüring: Über den Gesamtsauerstoffverbrauch und die Kohlensäureproduktion von Mäusen im Verlaufe der Unterernährung mit gleichzeitiger Bewegungsregistrierung. Dissertat. Heidelberg 1938.
2. Dietrich u. Geuder: Über den Gesamttagesumsatz von Mäusen bei Unterernährung mit gleichzeitiger Bewegungsregistrierung. Dissertat. Heidelberg 1938.

Lebenslauf.

Am 19. 9. 1911 wurde ich ich, Richard Max Herbold, als Sohn des Lokomotivführers Adam Herbold und dessen Ehefrau Elisabeth, geb. Durst, zu Bruchsal (Baden) geboren. Nach fünfklassigem Volksschulbesuch trat ich in die Oberrealschule Bruchsal ein, wo ich Ostern 1933 die Reifeprüfung bestand. Hierauf diente ich vom 15. April 1933 bis 1. Februar 1934 beim freiwilligen Arbeitsdienst. Anschließend war ich ein halbes Jahr in der Landwirtschaft tätig. Im Wintersemester 1934/35 begann ich mein Studium als Zahnmediziner, das ich im Frühahr 1938 mit dem Staatsexamen beendete. Vom 1. August bis 15. März 1939 arbeitete ich als Doktorand im Physiologischen Institut Heidelberg.

Ich danke Herrn Prof. Achelis für Überlassung der Arbeit und Herrn Dr. Völker für die Unterstützung bei ihrer Durchführung.

Richard Herbold.